

Untersuchungen zur Mimik des Rhesusaffen unter Berücksichtigung der Muskelanatomie

VON HELGA TABBERT¹

Eingang des Ms. 15. 7. 1961

I. Einleitung

Die Untersuchung der starken Ausdrucksbereicherung bei den Primaten gegenüber den niederen Säugern erscheint im Hinblick auf den Menschen besonders wichtig. Die Herausbildung der mimischen Muskeln aus dem Platysma und seinen Derivaten geht schrittweise vor sich. HUBER hat in seinem Werk „The Evolution of Facial Musculature and its Expression“ diese Ausbildung dargestellt und auch schon Beziehungen zur Mimik aufgezeigt. Diese Hinweise müssen weiter ausgearbeitet werden. Die Ausdrucksstrukturen, die auf der Kontraktion der Gesichtsmuskulatur beruhen, werden durch den Nervus facialis innerviert. Die Ausbildung der Mimik hängt nun nicht nur von der Entwicklung der Gesichtsmuskulatur ab, sondern auch von der Weiterbildung der zentralnervösen Mechanismen und der Assoziationszentren im Gehirn.

Die neurologischen Faktoren müssen in dieser Arbeit unberücksichtigt bleiben. Das Schwergewicht wird auf die Ethologie gelegt, und mit ihrer Hilfe soll versucht werden, eine Erklärung und Deutung der mimischen Ausdrucksformen zu erreichen. Neben der anatomischen Beschreibung wird ein Ethogramm stehen, das die Verbindung zwischen Anatomie und Verhalten herstellt. Die Vorgänge, die sich im Gehirn abspielen, werden schließlich in Form von Erregung über den Nervus facialis der Gesichtsmuskulatur mitgeteilt und finden ihren sichtbaren Ausdruck in der Mimik.

Es gilt nun, die Hauptgruppen mimischer Korrelation herauszuarbeiten unter Berücksichtigung des Grades der Situationsgebundenheit. Dabei wird sich herausstellen, inwieweit die Veränderungen im Gesicht Begleiterscheinungen zu anderen Verhaltensformen sind und bis zu welchem Grade sie Ausdruckswert erhalten haben und für Artgenossen zu Auslösern geworden sind. Es muß festgestellt werden, ob sich die Ausdrucksformen von den gegebenen Bewegungen im Gesicht ableiten lassen und inwieweit sich eine psychologische Deutung der Mimik herausarbeiten läßt.

Die Mimik ist ein sehr komplexes Geschehen mit vielen Komponenten in wechselseitiger Beeinflussung. Es bedarf noch eingehender Untersuchungen, ehe alle diese Einzelheiten geklärt sein werden.

Die Ergebnisse dieser Arbeit stammen von zwei adulten Rhesusaffen (*Macaca mulatta*), die von November 1956 bis Mai 1957 im Zoologischen Institut der Humboldt-Universität Berlin beobachtet wurden. Die Tiere waren vorher im Tierpark Friedrichsfelde in einem Raum, aber in getrennten Käfigen untergebracht. Es wurden Photoserien mit Situationsprotokollen angefertigt, um so die einzelnen Koordinationen herauszufinden.

¹ Diese Arbeit wurde 1957 im Zoologischen Institut der Humboldt-Universität Berlin als Diplomarbeit angefertigt.

II. Die mimische Muskulatur

Über die mimische Muskulatur bei *Macaca mulatta* liegen Arbeiten von RUGE (1887), SÜSSMAYR (1888), HÄNEL (1932) und HUBER (1925, 1931) vor. Die eigene Präparation bestätigte deren Angaben, so daß sich an dieser Stelle eine ausführliche Darstellung der Anatomie erübrigt; es genügt, wenn kurz das Wesentliche zur Anschauung gebracht wird (Abb. 1).

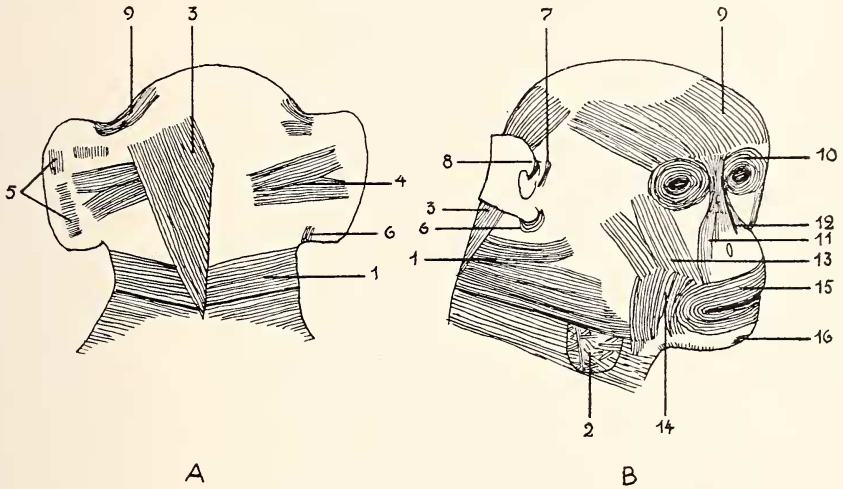


Abb. 1. *Macaca mulatta* – mimische Muskulatur – A. Rückansicht, links obere, rechts tiefere Schicht – B. Seitenansicht. (Nach HÄNEL) — 1. *Platysma myoides*, 2. *M. buccinator*, 3. *M. occipitalis*, 4. *M. auricularis posterior*, 5. *M. auricularis proprius*, 6. *M. trago-antitragicus*, 7. *M. depressor helcis*, 8. *M. helcis*, 9. *M. frontalis*, 10. *M. orbicularis oculi*, 11. *M. nasolabialis*, 12. *M. procerus*, 13. *M. zygomaticus*, 14. *M. triangularis*, 15. *M. orbicularis oris*, 16. *M. mentalis*

Die Gesichtsmuskulatur entsteht aus der Muskulatur des 2. Kiemenbogens (Hyoid) und bildet zwei Schichten, das *Platysma* und den *Sphincter colli profundus*. Das *Platysma* erleidet in der Höherentwicklung einen schrittweisen Verfall, verbunden mit einer Ortsveränderung des Ursprungs zur Occipitalregion hin. Die tiefere Schicht, der *Sphincter colli profundus*, ist eine einheitliche Muskelplatte, die vom Ohr bis zur Mundspalte zieht. Ihre einzelnen Abkömmlinge differenzieren sich immer stärker und verlieren schließlich jede Beziehung zum Ursprung, so daß der *Sphincter colli profundus* selbst nicht mehr nachzuweisen ist.

Das *Platysma myoides* (1) zieht sich als einheitliche Muskelplatte von der Nackenmediane über die Wange und den Hals hinweg. Durch die Backetasche, den *M. buccinator* (2) wird der gerade Verlauf unterbrochen. Im Nacken ist ein Teil des *Platysma* vom Ursprung des *M. occipitalis* (3) bedeckt, der sich bis zur Schädelhöhe erstreckt. Seine lateralen Fasern überdecken zum Teil den Ursprung des *M. auricularis posterior* (4), dessen Fasern zur Eminentia conchae ziehen, wo sie unter minimaler Divergenz enden. Der Eminentia liegt oberhalb des *M. aurid. post.* der *M. auricularis proprius* (5) auf, dessen Fasern rechtwinklig zueinander liegen. Um den unteren Ohransatz zieht der *M. trago-antitragicus* (6) herum; weiter höher liegt der *M. depressor helcis* (7). Daneben, nur weiter ins innere Ohr gerückt, befindet sich der *M. helcis* (8). Der Scheitel wird vom *M. frontalis* (9) bedeckt. Um das Auge spannt sich der

M. orbicularis oculi (10), der sich in die Pars palpebralis und die Pars orbitalis teilt. Der *M. procerus* (12) zieht mit wenigen, jedoch kräftigen Fasern auf der Mediane der Nase entlang. Vom Augenwinkel zieht, sich verbreiternd, der *M. naso-labialis* (11) lippenwärts. Die medialen Fasern enden schon auf der Nase, die lateralen verbinden sich mit den medialen Fasern des *M. zygomaticus* (13), der vom Jochbein zur Mundregion zieht, wo er sich im Mundwinkel mit dem *M. orbicularis oris* (15) verbindet, der in einem geschlossenen Ring um die Mundspalte zieht. Im Mundwinkel legt sich dem *M. orbicularis oris* der *M. triangularis* (14) an, der auf dem Maxillare entspringt.

III. Die Mimik

Als Mimik bezeichnet man die Veränderungen, die durch die Kontraktionen der Facialismuskulatur hervorgerufen werden. Der Gesichtsausdruck steht in enger Beziehung zu den Sinneseindrücken. Da das Gesicht der Sitz der wichtigsten Sinnesorgane ist, erscheint es auch als selbstverständlich, daß sich die Reaktionen besonders stark im Gesicht widerspiegeln. Die Mimik wird optisch wahrgenommen, also werden sich auffällige Veränderungen des Gesichtsausdrucks dort ausbilden, wo sich der Blick zuerst fängt. Solange die Tiere auf allen vieren gehen, sind die Ohren und die Scheitelregion im Blickfeld. Mit der Herausbildung des aufrechten Ganges in der Primatenreihe ändert sich das. Das eigentliche Gesicht fängt die Blicke immer stärker ein. Das Auge, das die Außenreize wahrnimmt, wird auch zuerst das Auge suchen. Die Veränderungen, die um das Auge herum auftreten, werden am stärksten wahrgenommen, die Muskeln bilden sich weiter aus und erreichen schließlich jenen Grad von Differenzierung, der bei den Anthropoiden und beim Menschen erreicht ist.

Schon PIDERIT (1886) hat diesen ursächlichen Zusammenhang zwischen Mienenspiel und Sinneseindrücken festgestellt. Für die Entstehungsweise des Gesichtsausdrucks gibt er drei Grundsätze an:

1. Mimische Muskeleregungen beziehen sich auf imaginäre Sinneserregungen.
2. Der psychische Reiz äußert sich um so intensiver, je ausgeprägter der angenehme oder unangenehme Charakter desselben und je plötzlicher er auftritt.
3. Die physiognomischen Züge sind als bleibend gewordene mimische Züge anzusehen.

DARWIN (1877) stellt fest, daß die Mimik bei allen Menschenrassen eine Übereinstimmung zeigt. Er zieht daraus den Schluß, daß sie nach dem Gesetz der Zweckmäßigkeit vor sich geht und stellt drei Prinzipien auf:

1. Die Wirkung zweckmäßig assoziierter Gewohnheit.
2. Wirkung des Gegensatzes.
3. Unmittelbare Wirkung des gereizten Nervensystems auf den Körper.

KRUKENBERG (1923) steht auf dem Standpunkt, daß die Ausdrucksbewegungen angeboren und dem Willen nur teilweise unterworfen sind. Zunächst erfolgen sie nur rein reflektorisch und werden durch häufige Wiederholungen immer mehr abgeschliffen. Mit fortschreitender Entwicklung treten dann neben die eigentlichen Sinnesreize ideale Reize, Vorstellungen und psychische Impulse.

GRUHLE (zit. nach PEIPER, 1956) verfolgt ähnliche Gedankengänge, wenn er schreibt, daß gewisse motorisch-sekretorische Zuordnungen angeboren sind. Zunächst werden sie rein zufällig betätigt, ohne Beziehung zu bestimmten Gemütsbewegungen. Aber es besteht schon instinktiv eine neue Beziehung zu den Gefühlen, anfangs nur grobe Lust-Unlust-Gefühle. Die Gemütsbewegungen bilden sich allmählich feiner heraus, die motorischen Zuordnungen werden deutlicher. Es kommt mit der Zeit zu einer engen Verbindung zwischen Gemütsbewegung und ihrem Ausdruck.

In der Entwicklungsreihe, die von den Insectivoren über Prosimier zu den Anthropoiden führt, wird die Mimik immer weiter differenziert bis zu dem Grade, den sie bei den Menschen erreicht hat. Die anderen Gruppen, wie z. B. Carnivoren und

Ungulaten, die schon frühzeitig eine eigene Entwicklungsreihe eingeschlagen haben, zeigen keine wesentliche Bereicherung der mimischen Ausdrucksstrukturen.

Die Mimik der Säuger ist im Gegensatz zu der des Menschen noch wesentlich enger mit anderen Ausdrucksformen zu einer Einheit verschmolzen, die im Dienste der sozialen Verständigung der Tiere untereinander steht. Aber die Entwicklungsrichtung, die in der Herausbildung der Gesichtsmuskulatur angedeutet wurde, findet auch ihre Ausprägung in der Mimik. Bei den Rhesusaffen, wie auch bei allen anderen Primaten, erhält die Mimik eine große Bedeutung bei den sozialen Beziehungen, vor allen Dingen bei den Rangordnungsverhältnissen.

a. Primär gegebene mimische Veränderungen²

Ausgehend von einem Normalausdruck, der den völligen Ruhezustand widerspiegelt, kann man die Mimik in zwei große Gruppen teilen. Zunächst sind die mimischen Veränderungen zu nennen, die als Begleiterscheinungen zu autochthonen Handlungen auftreten, zum anderen die Bewegungen, die Ausdruckswert erhalten haben.

Der *Normalausdruck* (Abb. 2) tritt dann ein, wenn das Tier auf keinerlei Außenreize reagiert. Die Muskeln machen einen vollkommen entspannten Eindruck. Die Augenwülste sind etwas vorgebuchtet, dabei aber nicht nach vorn gezogen. Die Ohren stehen halb ab, auch hier ist wahrscheinlich kein Muskel in Tätigkeit. Die Augen sind geöffnet, der Blick ist ruhig geradeaus gerichtet. Oberes und unteres Lid bilden je einen halbkreisförmigen Bogen, das Unterlid ist dabei etwas stärker gewölbt. Der äußere Augenwinkel liegt höher als der innere. Die Nase ist vollkommen glatt. Der Mund ist geschlossen. Auf der Wange liegt eine Delle, die in Höhe der Mundwinkel beginnt und in Richtung Augen zieht, dann aber in Höhe der Nasenlöcher endet. Ist die Backentasche gefüllt, so ändert sich die Mimik kaum, wenn auch das Gesicht sofort einen veränderten Eindruck macht. Selbst die Delle in der Wange bleibt erhalten. Dies ist die Stelle, an der der *M. buccinator* das *Platysma* durchbricht und diese sonst bei fast allen Säugern einheitliche Muskelplatte in zwei Portionen teilt. Dadurch ist eine lockere Verbindung zur Mundhöhle hergestellt, die im Auftreten der Delle in Erscheinung tritt. Als einziger Muskel ist der *M. orbicularis oculi*, vor allem die *Pars palpebralis*, in Tätigkeit, der den Lidschlag reguliert.

Die einzige Veränderung beim *Dösen* (Abb. 3) gegenüber dem Normalausdruck ist das Geschlossenein der Augen. Jedoch bleibt in den meisten Fällen noch ein kleiner Spalt offen, wobei sich die halbkreisförmig gebogenen Lider fast ganz nähern, bis sie sich auf einer geraden Linie begegnen. Die beiden Augenwinkel liegen dann in einer Ebene.

Die Tiere nehmen beim *Dösen* oft eine ganz bestimmte Kopfhaltung ein (Abb. 4). Sie strecken den Kopf ganz stark in die Höhe, bis sie schließlich mit dem Gesicht direkt nach oben blicken.

Auch hier ist der *M. orbicularis oculi* der einzig tätige Muskel, besonders die *Pars palpebralis*, durch deren Kontraktion die Lider geschlossen werden.

Wenn die Rhesusaffen *schlafen* (Abb. 5), werden die Augen ganz fest geschlossen. Die *Pars palpebralis* des *M. orbicularis oculi* kontrahiert sich gegenüber dem *Dösen*

² Nach Fertigstellung des Manuskriptes erschien von R. A. HINDE and T. E. ROWELL (1962): *Communication by Postures and Facial Expressions in the Rhesus Monkey (Macaca mulatta)*; Proc. Zool. Soc. London, p. 1–21. Die Verfasser beschreiben die verschiedenen Ausdrucksformen des Rhesusaffen, ohne jedoch auf die anatomische Bedingtheit der Mimik einzugehen. Während die oben genannten Verfasser bei der Beschreibung der äußerlich erkennbaren Veränderungen der Gesichtsstruktur zu den gleichen Ergebnissen wie hier dargestellt kommen, wird in vorliegender Arbeit das Schwergewicht auf die für die mimischen Reaktionen kausalen Muskelbewegungen gelegt.



2



3



4



5



6



7



8



9

- Abb. 2. Normalausdruck
 Abb. 3. Dösen
 Abb. 4. Dösen mit besonderer Kopfhaltung
 Abb. 5. Schlafen
 Abb. 6. Gähnen
 Abb. 7. Betrachten eines Gegenstandes
 Abb. 8. Blickrichtung nach oben
 Abb. 9. Fressen

noch etwas stärker, damit es zum festen Lidschluß kommt. Der Kopf ist in Normalstellung, unter Umständen noch etwas stärker auf die Brust geneigt.

Beim *Gähnen* (Abb. 6) sind die Ohren an den Hinterkopf angelegt, die Augen-

wülste etwas nach hinten gezogen. Die Augenlider werden zusammengekniffen, bis sie nur noch einen schmalen Schlitz bilden. Die Kiefer werden maximal geöffnet, die Lippen sind hochgezogen, so daß die Zähne und auch noch ein Teil des Zahnfleisches sichtbar werden. Durch die weit hochgeschobene Oberlippe werden auch die Nasenlöcher etwas in die Breite gezogen, ebenso bilden sich auf der Nase zahlreiche kleine Falten, die schräg nach unten zur Wange verlaufen. Die Delle verschwindet vollkommen.

Die Ohren werden durch Kontraktion des *M. auricularis posterior* angelegt, die Augenwülste zieht der *M. occipitalis* zurück. Durch den *M. orbicularis oculi* werden die Augen zusammengekniffen, die Lippen ziehen der *M. naso-labialis* und *M. zygomaticus* hoch und bilden dabei auf der Nase die Falten.

Orientieren sich die Tiere nach irgend einem Gegenstand oder nehmen sie ein ihnen fremdes Geräusch wahr, etwa ein Hämmern oder Schritte im Hause, dann zeigt sich gespannte Aufmerksamkeit in ihren Mienen. Die Ohren stehen dann meist halb ab, die Augenwülste sind ein wenig nach vorn geschoben, auf der Nasenwurzel zeigt sich eine leichte Kräuselung (Abb. 7). Die Augen sind ein wenig mehr als normal geöffnet, der Blick ist auf den beobachteten Gegenstand gerichtet. Die halbkreisförmigen Bogen der Augenlider sind durch die starke Öffnung der Augen besonders deutlich. Der Mund ist geschlossen.

Die Vorwölbung der Augenwülste wird durch den *M. frontalis* bewirkt, die Faltenbildung auf der Nase durch den *M. procerus*. Die Augen öffnet der *M. orbicularis oculi*.

Ist der Blick nach oben gerichtet, oder beunruhigt ein fremder Gegenstand die Tiere stärker, so verändert sich sofort der ganze Gesichtsausdruck (Abb. 8). Als erstes werden die Ohren stärker angelegt und die Augenwülste nach oben gezogen. Da die Augenwülste beweglich sind, heben die Tiere bei Blickrichtung nach oben nicht immer den ganzen Kopf, sondern ziehen nur die Augenwülste hoch, wodurch der Blickwinkel erweitert wird. Dabei hebt sich das Oberlid dann auch stärker. Auch bei beängstigenden Geräuschen werden die Augenwülste gehoben, die oberen Lider nicht in dem Maße, wie wenn die Blickrichtung nach oben geht.

Beim *Fressen* verändert sich der Gesichtsausdruck durch die rein mechanische Tätigkeit der Nahrungsaufnahme (Abb. 9). Die Ohren werden etwas angelegt, die Augenwülste sind minimal nach vorn gezogen, unter Umständen kann sich auf der Nasenwurzel eine leichte Kräuselung zeigen. Die Augen sind normal geöffnet, der Blick ist auf die zu verspeisende Nahrung gerichtet. Die Kiefer werden geöffnet, und die Zunge bewegt sich nach vorn, um die Nahrung aufzunehmen. Die Lippen bewegen sich ständig, sie tasten die Nahrung ab und erfassen sie, um sie dann in den Mund weiterzubefördern. Die Zähne werden dabei aber kaum entblößt.

Der *M. auricularis posterior* zieht die Ohren etwas zurück, der *M. frontalis* bewirkt das Vorziehen der Augenwülste, der *M. procerus* die Faltenbildung auf der Nasenwurzel. Die Augen öffnet der *M. orbicularis oculi*, am Oberlid hilft noch ein Muskel des Augapfels mit. Bei der Tätigkeit der Lippen tritt der *M. orbicularis oris* in Funktion, das Hochziehen der Oberlippen ruft der *M. naso-labialis* in Verbindung mit dem *M. zygomaticus* hervor.

Wird von einem harten Gegenstand, einer Möhre oder gar einem Stück Holz etwas abgebissen, so werden Mund und Kiefer weiter geöffnet, bis die Zähne sichtbar werden. Vor allem die Oberlippe ist hochgezogen, die Mundecken bilden spitze Winkel. Durch das Hochziehen der Oberlippe schieben sich die Nasenlöcher etwas in die Breite und auf der Nase bilden sich Falten, die sich zur Wange hinziehen. Die Delle auf der Wange erscheint etwas abgeschwächt, ist aber trotzdem noch sichtbar. Wirksam sind wiederum dieselben Muskeln, nur der *M. naso-labialis* und der *M. zygomaticus* sind stärker kontrahiert.

Ein Teil der Nahrung wird zunächst erst einmal in den Backentaschen aufbewahrt, die bei völliger Füllung bis unters Kinn reichen (vergl. Abb. 3). Soll die Nahrung wieder herausbefördert werden, so reicht bei maximaler Dehnung der Tasche die Muskelkontraktion des *M. buccinator* nicht aus, sondern die Tiere nehmen die Hände zu Hilfe, mit denen sie von außen gegen die Taschen drücken. Unterstützt wird dies durch ein Ansaugen im Mund, das im Gesicht dadurch in Erscheinung tritt, daß das Platysma kontrahiert.

Zum *Trinken* stehen sie auf allen vieren und beugen den Kopf zur Flüssigkeit herunter, die sie aufsaugen, indem sie die Lippen etwas abrunden und wohl auch ein wenig vorstülpen, um leichter schlürfen zu können.

Die Bewegung an den Lippen wird allein durch den *M. orbicularis oris* bewirkt. In geringem Maße ist der *M. triangularis* an der Abrundung der Mundwinkel beteiligt.

Regelrechte *Komforthandlungen* können nur selten festgestellt werden. NOLTE (1955) hat in der Freiheit nie ein Absuchen des eigenen Körpers beobachten können, erwähnt aber, daß es in der Gefangenschaft vorkommen kann. Die ganze Tätigkeit wird mit geringer Intensität ausgeführt.

Die soziale Körperpflege (*social grooming* der engl. Literatur) ist eine Art Komforthandlung, die eine Sonderstellung einnimmt, denn sie drückt eine soziale Beziehung aus. Die hierbei auftretenden mimischen Veränderungen haben bis zu einem gewissen Grade schon Ausdruckswert erhalten. Das „Lausen“ ist kein Lausen im eigentlichen Sinne des Wortes, sondern ein Absuchen des Körpers nach Hautschuppen.

Beim aktiven Tier ist das ganze Interesse auf den gerade zu untersuchenden Körperteil des Partners gerichtet (Abb. 10–11). Die Augenwülste sind in Normalhaltung, die Ohren halb angelegt. Das Weibchen (das Männchen wurde nur selten als aktives Tier beobachtet) öffnet und schließt die Lippen in rascher Folge, dabei wird von Zeit zu Zeit die Zunge zwischen die Lippen gestreckt (Abb. 11). Die Hautschüppchen werden mit den Fingern in den Mund gebracht und mit der Zunge abgeleckt. Jedoch auch zwischendurch wird die Zunge sichtbar. Damit ist diese Bewegung aus dem Bereich der zweckbedingten Veränderungen herausgenommen und zur Ausdrucksbewegung geworden.

Das passive Tier (meist das Männchen) stellt sich ganz auf das Abgesuchtwerden ein. Der gerade bearbeitete Körperteil wird dem Partner voll zugewendet (Abb. 10). Der Gesichtsausdruck ist entspannt, entspricht dem Normalausdruck. Die Ohren werden unter Umständen etwas angelegt. Der Mund ist entweder geschlossen oder auch

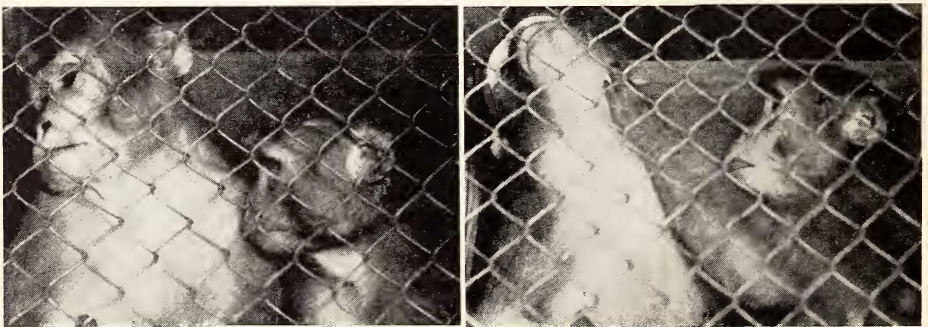


Abb. 10 (links). Soziale Körperpflege. Charakteristische Stellung des Männchens als Aufforderung. Das Weibchen ist schon geneigt, der Aufforderung zu folgen. — Abb. 11 (rechts). Soziale Körperpflege. Ausdrucksbewegung der Zunge

leicht geöffnet, manchmal wird sogar die Zunge etwas vorgestreckt, dieselbe Bewegung, die das aktive Tier auch ausführt (Abb. 11).

Der *M. auricularis posterior* legt die Ohren an, der *M. occipitalis* zieht die Augenwülste nach hinten. Der *M. orbicularis oculi* öffnet die Augen. Werden die Lippen geöffnet, so tritt der *M. orbicularis oris* in Funktion, während der *M. triangularis* die Mundwinkel ganz minimal abrundet.

b. Ausdrucksstrukturen

Die im Vorhergehenden beschriebenen mimischen Veränderungen bilden das Material, aus dem sich im Laufe der Stammesgeschichte die reinen Ausdrucksbewegungen herausdifferenziert haben. Diese Begleiterscheinungen anderer Verhaltensformen werden weiter ausgebildet, sozusagen mimisch übertrieben. Sie erhalten Ausdruckswert, wenn sie zu Auslösern entwickelt werden und sich gleichzeitig entsprechende Empfangsapparaturen ausbilden, die direkt darauf ansprechen und sie situationsabhängig beantworten.

Bei *Macaca mulatta* sind die primär gegebenen Veränderungen Bewegungen der Lippen, die beim Prüfen der Nahrung auftreten, Beweglichkeit der Augen beim Beobachten und Fixieren, Bewegungen der Kopfhaut und der Ohren und passive Veränderungen der Gesichtszüge, die beim Kauen oder Gähnen auftreten. Diese Bewegungen sind nun mimisch übertrieben worden, es bildeten sich neue Korrelationen. Durch verschiedene Ausbildung und Abstufung und auch durch gegenseitige Überlagerung dieser primär gegebenen Bewegungen bildeten sich im Laufe der Entwicklung die im Folgenden beschriebenen Veränderungen heraus, die im Dienste der gegenseitigen Verständigung stehen und somit Ausdruckswert erhalten haben. Es entstehen zunächst einmal die „reinen Ausdrucksformen“, die nur eine soziale Bezogenheit aufweisen. Die meisten Ausdrucksstrukturen kommen jedoch durch Überlagerung von mehreren dieser Bewegungen zustande. Sie bringen eine Abstufung in die Ausdrucksformen. Diese Überlagerungen müssen an großem Material untersucht werden, damit man eindeutig die „reinen Ausdrucksformen“ herauskristallisieren kann um zu einem besseren Verständnis kommen zu können.

Treten zwei Tiere zueinander in Beziehung, so zeigen sie bei der Begrüßung, ob und inwieweit sie in sozialer Kontaktbereitschaft sind.

GARNER (1900) gibt an, daß der Kopf bei der Begrüßung ein wenig vorgestreckt wird, die Lippen bewegen sich leicht, geben aber keinen Laut von sich. INHELDER (1955) beschreibt bei *Macaca silenus* daneben noch einen leisen Keckerlaut mit kaum geöffnetem Maul. Junge Tiere sollen dabei die Zunge herein- und herausstrecken, während SCHLOETH (1956) ebenso wie GARNER bei *Macacus irus* nur von einem kontaktsuchenden Zungenschnalzen spricht. ZUCKERMAN (1932) erwähnt bei *Papio* dazu noch die Darbietung. DARWIN (1877) gibt an, daß die Makaken die Ohren anlegen und einen leisen, schnatternden Laut ausstoßen.

Bei den Rhesusaffen erscheint die Begrüßung als eine komplexe Handlung von verschiedenen Ausdrucksformen in lebhaftem Wechsel. Das Tier beugt sich ziemlich flach vor und streckt den Kopf voran. Dabei werden die Augenwülste stark hochgezogen, die Ohren werden angelegt, klappen aber in lebhaftem Wechsel mehrmals vor und zurück. Währenddessen bewegen sich die Lippen wie beim Schmatzen, wobei allerdings kaum etwas zu hören ist. Die Kiefer werden nicht geöffnet. Der Blick ist immer auf den Partner gerichtet. Oft, jedoch nicht immer, folgt diesem Vorgang die Darbietung. Dabei dreht sich das Tier um, weist den Anus vor und streckt dabei den Schwanz über den Rücken, damit die Genitalien voll sichtbar sind. Vorn kauert sich das Tier nieder, so daß der Kopf fast am Boden liegt. Diese, auch vom Männchen

eingenommene, Stellung entspricht voll der weiblichen Kopulationshaltung, die hier eine völlig andere Bedeutung erhalten hat.³

Die Ohren stehen unter wechselseitigem Einfluß vom *M. auricularis posterior* und *M. depressor heliis*. Die Augenwülste zieht der *M. occipitalis* nach hinten. Am Auge ist, wie immer, der *M. orbicularis oculi* in Tätigkeit. Das Schmatzen der Lippen wird durch den *M. orbicularis oris* hervorgerufen, die abgerundeten Mundwinkel sind der Tätigkeit des *M. triangularis* zu verdanken.

Das *Imponieren* tritt in verschiedenen Intensitätsstufen auf. Bei leichter Beunruhigung imponieren die Tiere, bei stärkerer Reizung kommt es dagegen zu einem ausgesprochenen *Drohen*, das auch bei Rangordnungskämpfen auftritt.

Dieser Ausdruck ist so stark, daß er von keinem Beobachter übersehen werden konnte. DARWIN (1877) schildert die Wut bei Makaken folgendermaßen: „Die Tiere sitzen einander gegenüber und öffnen abwechselnd ihren Mund. Das Gesicht wird rot, ebenso der nackte hintere Teil des Körpers. Sie strecken die Lippen vor und starren auf den Gegner, nehmen kurze Anläufe“. Von *Macacus silenus* berichtet INHELDER (1955), daß er das Maul weit geöffnet, die Lippen über die Zähne gezogen und die Mundwinkel abgerundet habe. KINNAMAN (1902) beschreibt auch beim Rhesus das geöffnete Maul. SCHLOETH (1956) gibt dazu noch an, daß beim Javaner die Augenbrauen weit zurückgezogen sind und daß die Tiere sich gegenseitig fixieren. GRZIMEK (1951) erwähnt noch gesträubte Haare als ein Zeichen der Wut bei Makaken. SCHNEIDER (1950) betont die drohend sichtbar gemachten weißen Augenlider und ebenso wie KRUMBIEGEL (1955) und SCHMID (1916) gefletschte Oberzähne und bellende Laute. *Papio* soll einmal mit den Zähnen zusammenschlagen, einmal kurz mit der Hand auf den Boden schlagen zwecks Einschüchterung des Gegners. Dasselbe erwähnt KUMMER (1957) von *Papio hamadryas* in seiner Darstellung des Ablaufs einer Drohaktion in zeitlicher Folge. Auch BOLWIG (1959) beschreibt bei *Papio ursinus* gesträubtes Haar und das Aufstampfen mit der Hand.

Imponieren (Abb. 12) die Rhesus, so sitzen sie aufrecht da, werfen den Kopf ruckartig in den Nacken, das ganze Tier scheint dabei größer zu werden. Das Kinn wird vorgeschoben, die Augen sind weit geöffnet und der Gegner wird scharf fixiert. Die Augenwülste sind stark hochgezogen, so daß die weiße Hautpartie um die Augen her-

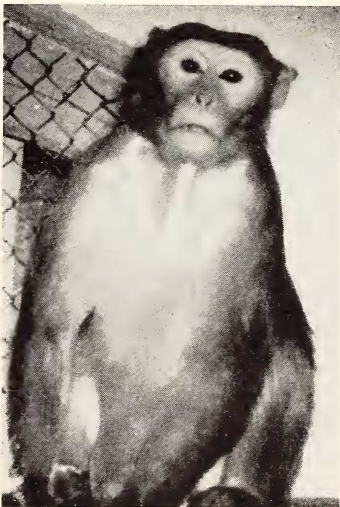


Abb. 12. Imponieren des Männchens durch Aufrichten des ganzen Körpers

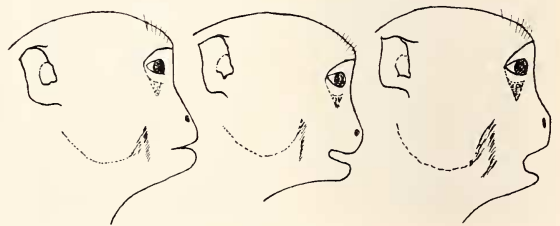


Abb. 13. Intensitätsstufen beim Drohen

³ Ein Lippschmatzen des Beobachters konnte diese Reaktionsfolge auslösen.

um besonders stark sichtbar wird. Aber eine Rötung des Gesichtes konnte nie beobachtet werden. Die Ohren werden angelegt, der Mund bleibt geschlossen, die Lippen zeigen keinerlei Bewegung.

Hieraus entwickelt sich leicht das *Drohen*, sozusagen eine stärkere Erregungsform. Der Kopf wird dann zunächst wieder etwas vorgestreckt, behält aber dieselbe Beziehung zum Gesamtkörper, die er vorher auch innehatte, nur wird das Körpergewicht weiter nach vorn verlagert. In den meisten Fällen stampfen die Rhesus dann mit einer Hand auf den Boden, und zwar meist mit der ausgestreckten rechten Handfläche. Die Ohren bleiben angelegt, die Augenwülste hochgezogen, dabei sträuben sich Kopf- und Nackenhaare. Die Augen sind maximal geöffnet, starr auf das Gegenüber gerichtet. Der Mund wird jetzt geöffnet, je nach Erregungsgrad verschieden weit (Abb. 13–15). Ein Zähnefletschen konnte nie beobachtet werden, die Lippen

bleiben immer mehr oder weniger über die Zähne gezogen. Ist der Fluchttrieb über die Drohung superponiert, so wirkt dann der Mund mehr in die Breite gezogen und die Mundwinkel bleiben spitzer. Beim Drohen ertönt aus der Kehle ein tiefer Hauchlaut, eine Art Fauchen. In vielen Fällen werden die Tiere dann aktiv, bei starker Reizung dominiert der Angriffstrieb, und sie springen gegen das Gitter oder gehen auf andere Art zum direkten Angriff über.

Beim Anlegen der Ohren sind in diesem Falle der *M. auricularis posterior* und *proprius* beteiligt. Die Lippen zieht der *M. orbicularis oris* über die Zähne, und der *M. triangularis* unterstützt diese Bewegung, indem er die Mundwinkel abrundet. Das Oberlid wird durch einen Muskel des Augapfels ganz hochgezogen, das Unterlid durch Kontraktion des *M. orbicularis oculi* herabgezogen.

Beim Drohen tritt als typische Übersprungbewegung das Drohgähnen auf (Abb. 16). Die Tiere

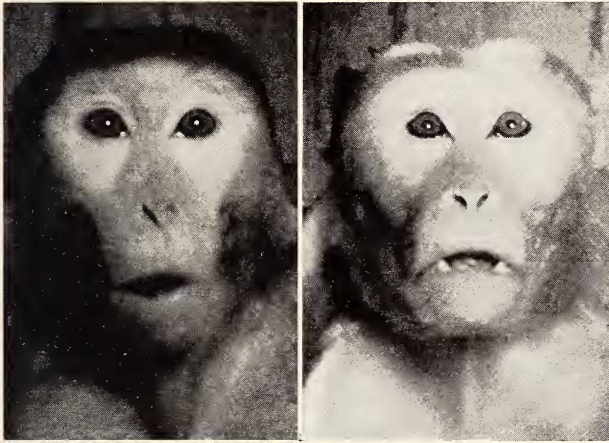


Abb. 14. Drohung gegen einen Beobachter — Links: Männchen in defensiver Haltung — Rechts: Weibchen mit stark überlagerten Fluchttendenzen. Ohren eng angelegt

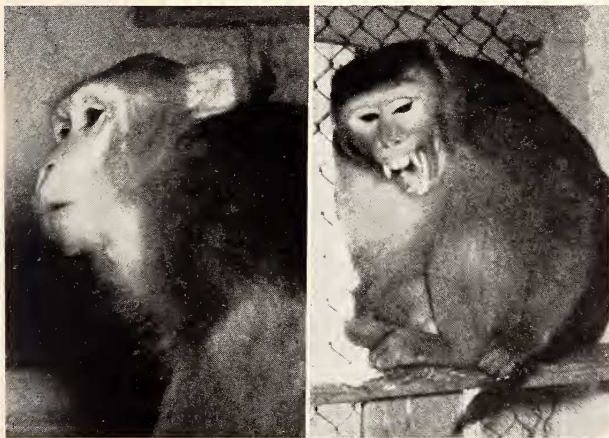


Abb. 15 (links). Aggressives Drohen des Männchens während einer Rangordnungsausinandersetzung — Abb. 16 (rechts). Drohgähnen

sind in einem sehr starken Erregungszustand. Sie sind mit Energie geladen, und diese Energie läuft nun gewissermaßen über. TINBERGEN (1940) sagt sehr schön: „Die Übersprungbewegung ist das Ventil, durch welches überflüssige Erregung abgeblasen wird.“ Beim Drohgähnen ist es ein Schwanken zwischen Angriff und Flucht.

SCHNEIDER (1950) bezeichnet das Wutgähnen bei den niederen Affen als Ausfluß böserartiger Erregung. KRUMBIEGEL (1955) definiert es als sicheres Zeichen der Angriffslust.

Der mimische Ausdruck ist derselbe, der schon beim Gähnen (vergl. S. 237) beschrieben wurde. Wahrscheinlich ist dem Drohgähnen auch ein gewisser Demonstrationswert beizumessen, werden hierbei doch die Zähne sichtbar.

Die Affen leben in großen Herden, in denen eine strenge Rangordnung herrscht, die ihren sichtbaren Ausdruck in Dominanz und Unterlegenheit findet. Sei es bei Auseinandersetzungen in der Herde oder bei Kämpfen oder Begegnungen zwischen zwei Tieren, immer zeigt die Unterlegenheitsgebärde an, daß sich ein Tier dem anderen unterwirft und damit den Auseinandersetzungen ein Ende bereitet, ohne daß bis zur Erschöpfung gekämpft wird.

Nach GRZIMEK (1951) strecken die Makaken das Hinterteil mit hochgehobenem Schwanz dem anderen Tier zu und drücken dabei den Kopf bis auf die Erde. INHEDER (1955) erwähnt, daß der Wanderu beim Ausschelten die Mähne zurücklegt, die Lippen vorstreckt und den Analtail präsentiert. Dasselbe berichtet SCHLOETH (1956) vom Javaner.

Diese Darbietung, verbunden mit einer Tiefhaltung des Kopfes, ist ein charakteristisches Merkmal der Unterwerfung. Dabei werden die Augenwülste hochgezogen, die Ohren klappen vor und zurück, bleiben dann aber schließlich angelegt. Oft werden dabei leise schmatzend die Lippen bewegt.

Am Ohr sind in wechselseitiger Wirkung *M. auricularis posterior* und *M. depressor helcis* in Funktion. Die Augenwülste zieht der *M. occipitalis* zurück, während beim Lippenschmatzen der *M. orbicularis oris* kontrahiert wird.

Beim Männchen zeigte sich eine interessante Variante dieser Unterlegenheitsgeste, auf die ich keinerlei Hinweise in der Literatur fand, so daß ich geneigt bin, sie für eine individuelle Reaktion dieses Tieres zu halten. Wenn der Beobachter das Tier bedrohte, oder wenn es sein Spiegelbild begrüßt hatte, dann geriet das Männchen in Erregung und ging etwas vom Gitter weg. Dabei drehte es sich zunächst seitwärts, streckte die Analgegend etwas nach vorn und faßte mit der rechten Hand seine Schwanzbasis an, drehte den Kopf nach hinten und schmatzte mit den Lippen (Abb. 17). Die Ohren bewegten sich zu Beginn ein paarmal vor und zurück, der Blick wurde auf das Gegenüber gerichtet.

Aus den angeführten Beispielen ergibt sich, daß die Mimik der Rhesusaffen ihren Ausdruck hauptsächlich in den Ohren, den Augenwülsten, den Augen und der Mundregion findet.



Abb. 17. Besondere Unterlegenheitsgebärde des Männchens als interessante Variante

Die Ohren sind außerordentlich beweglich, beim sozial tiefer stehenden Weibchen sind sie fast ständig mehr oder weniger angelegt. Dabei wird der *M. auricularis posterior* wirksam. Beim ganz starken Umklappen hilft der *M. auricularis proprius* mit. Besonders der obere Teil der Ohrmuschel wird dadurch eng an den Hinterkopf angelegt. In einigen Fällen wird das Ohr jedoch vorgeklappt, bewirkt durch Kontraktion des *M. depressor helcis*.

Das Anlegen der Ohren ist in den meisten Fällen kombiniert mit einem Hochziehen der Augenwülste durch den *M. occipitalis*. Dessen Gegenspieler ist der *M. frontalis*. Zusammen mit der Bewegung dieser Muskeln ist eine Bewegung der gesamten Kopfhaut festzustellen, die sich bis auf die Haare auswirkt (Haarsträuben).

Die Pars palpebralis des *M. orbicularis oculi* schließt die Augenlider, auch der Lidschlag wird durch ihre Kontraktionen bewerkstelligt. Das obere Lid wird durch einen Muskel des Augapfels, der sich in das obere Lid erstreckt (BRAUS, 1954), hochgezogen, das untere hingegen durch die Pars palpebralis herabgezogen. Dabei schiebt sich die Pars palpebralis hinter die Pars orbitalis, die beim aktiven Lidschluß durch die Haut einen doppelten Verschuß vors Auge legt. Die Lage der beiden Augenwinkel zueinander wird dann auch verändert. Geschlossen begegnen sich beide Lider auf einer Geraden, während beim geöffneten Auge der äußere Winkel höher liegt als der innere. Die beiden Lider bilden dann halbkreisförmige Bogen.

Auch der Mund spielt bei den Ausdrucksformen eine Rolle. Die Beweglichkeit der Lippen wird durch den *M. orbicularis oris* gegeben. Dieser Muskel zieht die Lippen aber nie von den Zähnen. Tritt dies in einigen wenigen Fällen doch einmal ein, so ist es ein Werk des *M. naso-labialis* und des *M. zygomaticus*. Der *M. triangularis* rundet die Mundwinkel ab.

IV. Diskussion

Es zeigt sich, daß die anatomische Heraussdifferenzierung der mimischen Muskulatur allein nicht genügt, um die starke Verfeinerung und Bereicherung der Mimik zu erklären. Betrachtet man einen Insectivoren, einen Rhesusaffen und einen Schimpanse, so erkennt man, daß eine deutliche Bereicherung in den Ausdrucksstrukturen festzustellen ist. Bei den Insectivoren ist das Gesicht noch fast starr, mit Ausnahme des Mundes, der als Tastorgan dient und daher besonders reichlich mit Muskeln ausgestattet ist. Die Mimik des Rhesusaffen besteht noch aus mehr oder weniger stereotypen, grimasseähnlichen Bewegungen. Beim Schimpanse ist sie schon stark ausgeprägt und zeigt eine Menge Feinheiten. Durch die weitere Differenzierung der Muskeln, besonders im eigentlichen Gesicht, kann eine Vielzahl von verschiedenen Ausdrücken hervorgerufen werden. Aber die Mimik ist ausgeprägter, als es die Anatomie vermuten läßt. Dabei spielt nun sicher die Entwicklung des Gehirns eine große Rolle. Die Ausbildung der Mimik folgt eng der emotionalen Entwicklung, die von der Ausgestaltung der Assoziationszentren abhängt. Das ist verständlich, wenn man sich vorstellt, daß die Mimik eine Instinktbewegung von hoher Komplexität ist, worin die höchsten Zentren des Gehirns mit einbezogen sind. Die Vervollständigung dieser Zentren wirkt sich auf die Entwicklung der Muskelgruppen aus. Besonders im eigentlichen Gesicht erfolgt diese Weiterbildung, die wohl wiederum mit der Ausbildung der Sinne zusammenhängt. Die Occipital-Auricularis-Gruppe verfällt dagegen mehr und mehr der Degeneration. Dies hängt einmal mit der Ausbildung der Augen als Rezeptoren für die Mimik zusammen und ist zum anderen durch den sich langsam bildenden aufrechten Gang bedingt. Die Region des Hinterhauptes rückt aus dem direkten Blickfeld der Augen mehr und mehr heraus. Beim Menschen ist dabei die funktionelle Degeneration schon stärker als die anatomische, was nun wiederum vom Nervus facialis abhängt. Auch er folgt der allgemeinen Entwicklungsrichtung und verzweigt sich im Gebiet des Gesichtes und bedingt hier eine viel speziellere Reizung einzelner Muskelgruppen oder sogar abgegliederter Fasern. Dadurch, daß die Gesichtsmuskulatur keine Facie hat, wird die Aufspaltung in einzelne Bündel begünstigt. Die Muskeln sind zum Teil in der Cutis befestigt. Je nach der Dicke der Haut kommt es zu mehr oder minder verfeinerter Mimik. Aus groben, grimasseähn-

lichen Bewegungen werden durch graduelle Vervollkommnung die feinen und spezialisierten Ausdrucksformen, wie sie schließlich beim Menschen erreicht sind. Mit der Ausbildung der Mimik geht ein schrittweiser Verfall nicht-mimischer Ausdrucksformen einher. Je ausgebildeter die Mimik, desto weniger spielen andere Ausdrucksstrukturen eine Rolle. Die Insectivoren können sich nur verständlich machen, wenn sie Bewegungen des ganzen Körpers oder besonders auffallender Körperteile, wie Schwanz und Ohren, ausführen. Bei den Rhesusaffen spielt die gesamte Körperhaltung noch eine Rolle, aber der Schwanz tritt schon vollkommen zurück.

Bei *Macaca mulatta* läßt sich die Herkunft der mimischen Ausdrucksstrukturen bis zu einem gewissen Grade aus den primär gegebenen Bewegungen im Gesicht ableiten. In der Mimik sind noch einige dieser Hauptkorrelationen erkennbar. Es sind dies einmal die anatomisch und funktionell gegebene Einheit der Occipital-Auricularis-Region, dann die Bewegungen um die Augen herum, die beim Orientieren auftreten, und am Mund die Veränderungen beim Prüfen der Nahrung. Das Schmatzen der Lippen bei der Begrüßung leitet sich von der Lippenbewegung bei der Nahrungsaufnahme ab. Bei der sozialen Körperpflege sieht man, daß diese Bewegungen bis zu einem gewissen Grade leer ausgeführt werden, die dann bei der freundschaftlichen Kontaktnahme Ausdruckswert erhalten haben. Hinzu kommen dann noch Bewegungen der Ohren und der Augenwülste, die zur Unterstützung herangezogen werden und die den ganzen Ausdruck noch betonen.

Alle diese gegebenen Bewegungen sind, wenn auch teilweise nur in geringem Maße, verfeinert und zu Ausdrucksbewegungen umgeformt worden. An der Mimik des Rhesusaffen sind nur wenige Muskeln beteiligt; dies erklärt, daß die Mimik bis zu einem gewissen Grade stereotype Züge aufweist. Sie allein genügt nicht, um alle sozialen Beziehungen auszudrücken. Der ganze Körper ist am Ausdrucksgeschehen beteiligt. Durch verschiedene Intensitätsgrade, auch durch Überlagerung, kommt es allerdings doch schon zu einer Anzahl von Ausdrucksformen. Die Rhesusaffen sind dadurch in die Lage versetzt, rein mimisch eine Scala von verschiedenen psychischen Zuständen dem Artgenossen mitzuteilen.

Zusammenfassung

1. Die Gesichtsmuskulatur bei *Macaca mulatta* ist noch wenig spezialisiert. Sie zeigt nur in geringem Maße Aufspaltung in einzelne Muskeln oder gar Muskelfasergruppen. Die Occipital-Auricularis-Gruppe ist noch gut entwickelt.
2. Die Mimik entwickelt sich aus primär gegebenen Bewegungen, die als Begleiterscheinungen bei anderen Verhaltensformen auftreten.
3. Diese Bewegungen sind vor allen Dingen um den Mund und um die Augenregion ausgebildet.
4. Hieraus entwickeln sich nun die Ausdrucksstrukturen, die durch mimische Übertreibung dieser gegebenen Bewegungen hervorgerufen werden.
5. Die Mimik bildet mit anderen Ausdrucksformen eine Einheit, die man als Ausdruck bezeichnen kann.
6. Den Ohren kommt dank der noch verhältnismäßig guten Ausbildung mit Muskeln ein großer Demonstrationswert zu.
7. Es spielen noch verhältnismäßig wenig Muskeln bei der Mimik eine Rolle. Aber durch verschiedene Kombination und Intensität kommt es zu einer Abstufung der Ausdrucksformen.

Résumé

1. La musculature de la face du *Macaca mulatta* est encore peu spécialisée. Elle ne montre que d'une manière limitée une fente dans les muscles ou même dans des groupes de fibres musculaires. Le Groupe Occipital-Auricularis est encore bien développé.
2. La mimique se développe en partant de mouvements primaires qui apparaissent en forme secondaire avec d'autres formes d'attitude.
3. Ces mouvements sont surtout développés autour de la bouche et de la région des yeux.

4. D'ici se développent les structures d'expression qui sont occasionnées par exagération mimique de ces mouvements.
5. La mimique forme ensemble avec d'autres formes d'expression une unité, généralement appelée „expression“.
6. Grâce à un développement, encore relativement bon des muscles les oreilles jouissent d'une grande valeur de démonstration.
7. Relativement peu de muscles jouent un rôle dans la mimique. Mais par de différentes combinaisons et intensité la mimique recoit une graduation.

Summary

1. The facial muscular system of *Macaca mulatta* is still little specialised. It shows only to a small extent a splitting in single muscles or groups of muscle-fibres. The occipital-auricularis-group is still well developed.
2. The mimic art is developed by primary given movements which appear together with other forms of behaviour.
3. These movements are mainly formed around the mouth and the region of the eyes.
4. From these primary given movements the expressions are evolutioned by mimic exaggeration.
5. The mimic art forms an entity together with gestures of the body generally called „expression“.
6. The ears have a great value of demonstration thanks to their relatively well developed muscular system.
7. Proportionally few muscles have an importance for the mimic art. But by various combinations and intensity the mimic art obtains a certain graduation.

Literatur

- BOLWIG, N. (1959): A study of the behaviour of the chacma baboon, *Papio ursinus*; Behaviour, 14. — BRAUS, H. (1954): Die Anatomie des Menschen. — DARWIN, CH. (1877): Der Ausdruck der Gemütsbewegungen bei den Menschen und den Tieren. — GARNER, R. L. (1900): Die Sprache der Affen. — GRZIMEK, B. (1951): Affen im Haus. — HÄNEL, H. (1932): Über die Gesichtsmuskulatur der katarrhinen Affen; Morphol. Jb. 71. — HUBER, E. (1931): The evolution of facial musculature and its expression. — HUBER, E. (1925): Ein M. mandibulo-auricularis bei Primaten nebst Beiträgen zur Kenntnis der menschlichen Ohrmuskulatur; Anatom. Anz. 60. — HUBER, E. (1925): Der M. mandibulo-auricularis der Säugetiere; Morphol. Jb. 55. — INHELDER, E. (1955): Zur Psychologie einiger Verhaltensweisen, bes. des Spiels, von Zootieren; Zs. f. Tierpsychol. 12. — KINNAMAN, A. J. (1902): Mental life of two *Macacus rhesus* monkeys in captivity; Am. Journ. of Psych. — KRUKENBERG, H. (1923): Der Gesichtsausdruck des Menschen. — KRUMBIEGEL, I. (1955): Biologie der Säugetiere. — KUMMER, H. (1957): Soziales Verhalten einer Mantelpavian-Gruppe; Beih. z. schweiz. Zs. f. Psychol. 33. — NOLTE, A. (1955): Freilandbeobachtungen über das Verhalten von *Macaca radiata* in Südindien; Zs. f. Tierpsychol. 12. — PEIPER, A. (1956): Die Eigenart der kindlichen Hirntätigkeit. — PIDERIT, TH. (1886): Mimik und Physiognomik. — RUGE, G. (1887): Untersuchungen über die Gesichtsmuskulatur der Primaten. — SCHLOETH, R. (1956): Zur Psychologie der Begegnung zwischen Tieren; Behaviour 10. — SCHMID, B. (1916): Das Tier und Wir. — SCHNEIDER, K. M. (1950): Aus der Jugendentwicklung eines künstlich aufgezogenen Schimpansen; Zs. f. Tierpsychol. 7. — SÜSSMAYR, G. (1888): Über die Gesichtsmuskulatur der Primaten; Diss. München. — TINBERGEN, N. (1955): Tiere untereinander. — ZUCKERMAN, S. (1932): The social life of monkeys and apes.

Anschriß der Verfasserin: HELGA TABBERT, Köln, Maybachstraße 156